Rev. Écol. Biol. Sol, 1987, **24** (3) : 311-327.

Essai d'évaluation du rôle des crustacés oniscoïdes dans la transformation des litières végétales dans une forêt feuillue de l'ouest de la France

PAR

J. P. MOCQUARD *, P. JUCHAULT *, P. JAMBU ** et E. FUSTEC ***

(avec la participation technique de B. LEBOURG *)

* *Laboratoire de Biologie Animale de l'Université de Poitiers, U.A. 673 C.N.R.S. « Physiologie et Génétique des Crustacés » 40, avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex - France*

** *Laboratoire de Pédologie de l'Université de Poitiers U.A. C.N.R.S. n° 721 « Pédologie, Pétrologie et Métallogénie de la Surface » 40, avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex - France*

*** *Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables 29, rue Jeanne-Marvig, 31055 Toulouse Cedex - France*

Synopsis: In this forest *Philoscia muscorum* and *Oniscus asellus* are the main species of Crustacea Oniscidea. The biomass of each species changes seasonnally while the total biomass remains steadily close to 20 Kg ha^{-1}. These woodlice consume yearly about 7 % of the dry mass of leaf litter and restitute 5 % of it in their faecal pellets. Moreover they modify the action of microorganisms in litter transformation.

Keywords: Biomass, Oniscida, Soil litter degradation, Faecal pellets, Forest ecosystem.

INTRODUCTION

En milieu forestier, la décomposition des litières est fondamentalement l'œuvre des microorganismes. Cependant, MALONE et REICHLE (1973) ont observé une accumulation de débris végétaux plus importante en l'absence de faune car les invertébrés saprophages interviennent en accélérant les processus de décomposition (KARPACHEVSKY *et al.*, 1968 ; BERG *et al.*, 1980).

Parmi les représentants des Arthropodes de la litière forestière, les les Oniscoïdes constituent une part importante bien que longtemps négligée par les auteurs étudiant les écosystèmes forestiers. Cependant, depuis quelques années, des travaux montrent l'intervention de ces Crustacés dans la régulation du cycle de divers éléments (Cu, K, Ca...) et, d'une manière plus générale, leur participation dans la transformation physique et chimique du matériel végétal (WIESER, 1966 ; REICHLE, 1967 ; HARTENSTEIN, 1968, 1982 ; STRIGANOVA, 1968 ; MAC BRAYER et REICHLE, 1971 ; HASSALL et SUTTON, 1978 ; NEUHAUSER et HARTENSTEIN, 1978 ; BECK et BRESTOWSKY, 1980 ; BECK et FRIEBE, 1981 ; HASSAL et RUSHTON, 1984).

Par ailleurs, quelques travaux ont été consacrés à l'étude du cycle reproducteur dans les populations naturelles (*in* JUCHAULT *et al.*, 1980 ; WARBURG *et al.*, 1984) et quelques données sur les densités et les biomasses d'Oniscoïdes des forêts tempérées ont été rapportées (*in* MOLFETAS, 1982).

Le but de notre travail, réalisé dans le cadre du projet ATP CNRS « Écosystèmes forestiers », a été de tenter d'estimer la quantité de matériel végétal pouvant être consommée par les principales espèces d'Oniscoïdes vivant dans les forêts de l'Ouest de la France et de suivre l'évolution de certaines fractions organiques et minérales de ces végétaux après transit dans le tube digestif de ces animaux.

I. — MILIEU ÉTUDIÉ - MATÉRIEL ET MÉTHODES

A) Végétation et sol du milieu étudié.

La parcelle d'étude (parcelle 260 de la Forêt Domaniale de Moulière, près de Poitiers) correspond à une chênaie sessiliflore établie sur un sol lessivé. L'étage dominant est caractérisé par le chêne sessile (*Quercus sessiliflora*, Salisb.).

On rencontre en sous-strate le hêtre et le charme dont l'introduction est artificielle. L'association de ces deux espèces semble favoriser la formation du mull, alors que l'humus tend vers le moder lorsque le charme est absent. Le houx est bien représenté et la strate herbacée est très clairsemée. Le substratum qui date de l'Écocène continental correspond à une langue argilo-sableuse sur laquelle se sont développés des sols lessivés. Le pH des différents horizons est inférieur à 5,5 (de 4,4 à 5,4). Le dosage du carbone et de l'azote au niveau de la litière couvrant le sol montre une nette chute du rapport C/N entre la couche de feuilles de l'année et le reliquat des années précédentes (Tab. I).

TAB. I

Dosage du carbone et de l'azote au niveau de la litière couvrant le sol

	C	N	C/N
L1.....	42,7	0,75	57
L2.....	39,8	1,32	30
L3.....	24,8	0,94	26

B) Données climatiques.

Cette région a un climat de type atlantique avec une répartition des précipitations assez homogène au cours de l'année. Les précipitations extrêmes vont de 39 mm en juillet à 77 mm en novembre (moyennes mensuelles calculées de 1946 à 1975). Les températures moyennes mensuelles supérieures à 15° C s'observent de juin à septembre, période au cours de laquelle se déroule la reproduction (Tab. II).

TAB. II

Moyennes climatiques mensuelles de 1946 à 1975
Données de la Météorologie Nationale. Station de Poitiers-Biard

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Année
T °C. .	4,0	5,0	7,6	10,3	13,5	16,8	19,0	18,7	16,4	12,0	7,5	4,6	11,3
Pluies.	63	55	52	46	61	51	39	59	56	52	77	66	676

T °C : Température moyenne en °C. Hauteurs des précipitations en mm.
Année : Moyenne annuelle de la température ; total des précipitations.

C) Méthodes de récolte.

Des observations antérieures nous ayant montré que les variations de densité du peuplement des Oniscoïdes ainsi que les variations dans la composition des populations étaient en relation avec le cycle reproducteur, nous avons limité nos récoltes à deux périodes de l'année : la première correspond au tout début de la reproduction (début juin) et l'autre à la fin de cette période (fin août et septembre). Les résultats de MOLFETAS (1982) montrent également que les variations de la densité moyenne mensuelle sont en relation avec la période estivale des naissances, les variations des biomasses étant, par contre, beaucoup plus discrètes au cours de l'année. Ayant également constaté préalablement que la localisation des Oniscoïdes était hétérogène et variable selon les espèces, nous avons été amenés à récolter les animaux dans trois habitats : les feuilles mortes recouvrant le sol ainsi que la strate de terre sous-jacente sur une profondeur de 3 cm ; le pourtour des arbres avec la mousse ; le bois mort répandu sur le sol. Dans un hectare de forêt, la surface occupée par les feuilles est de l'ordre de 9.000 m², celle correspondant aux arbres et à leur pourtour (couronne de 20 cm) avoisine 840 m² et celle du bois mort représente 160 m². Dans la zone des feuilles mortes, les animaux ont été récoltés sur huit emplacements de même surface (0,40 × 0,40 cm), délimités par un cadre et distribués au hasard mais éloignés les uns des autres d'au moins vingt mètres. En ce qui concerne le pourtour des arbres, la surface de récolte prospectée représente 0,35 m², ce qui correspond à une surface totale (tronc de l'arbre compris) de 0,75 m². La surface occupée par le bois mort étant difficile à évaluer, nous avons récolté tous les animaux piégés par le bois sur une surface de forêt de 10 m², ce qui représente approximativement une surface de 0,16 m² occupée par le bois mort. Les Oniscoïdes sont extraits, au laboratoire, de la litière, de la terre sous-jacente et du bois mort, tout d'abord, par un prélèvement à vue,

puis par une extraction dans des appareils de type Berlèse. Le prélèvement à vue étant effectué très minutieusement, il ne reste environ que 10 % des animaux dans les « Berlèse ». Le nombre d'individus de chaque espèce ainsi que leur biomasse ont été estimés pour une surface d'un hectare de forêt, en totalisant les valeurs obtenues pondérées par un coefficient correspondant à la surface relative de chaque habitat.

Tous les animaux récoltés sont séparés en individus sexués ou indifférenciés et, pour les femelles, en femelles en reproduction et en femelles en repos sexuel. Ils sont tous pesés le jour même de la récolte ou le lendemain, après avoir été conservés dans une boîte d'élevage garnie de terre et de feuilles de la forêt de Moulière. Dans tous les cas, les biomasses ont été exprimées en poids frais.

D) Estimation de la consommation de feuilles et de la production de boulettes fécales.

Nous avons utilisé les deux espèces les plus abondantes dans les récoltes : *Philoscia muscorum* et surtout *Oniscus asellus*. Les résultats rapportés ci-dessous ne concernent que cette dernière espèce, ceux relatifs à *Philoscia muscorum* n'apportent pas d'information complémentaire.

Pour l'étude d'individus isolés, nous avons utilisé comme unité d'élevage des boîtes de Pétri au fond garni de plâtre maintenu humide. Les animaux récoltés en mai ont été suivis à 20° C en photopériode naturelle jusqu'en septembre. Les déjections ont été récoltées d'abord trois fois par semaine (de façon à obtenir la production de 1, 2 ou 4 jours), puis une seule fois par semaine. Les déjections sont passées à l'étuve à 60° C jusqu'à obtention d'un poids constant (obtenu en quelques heures). Les élevages en masses ont été pratiqués uniquement sur *Oniscus asellus* dans des boîtes en plastique (dimensions 27 × 12 × 7,5 cm) sans adjonction d'autres éléments que la nourriture.

Dans tous les cas, la nourriture était fournie par des feuilles mortes de chêne prélevées sur le site d'étude en octobre. Elles correspondent à la litière naturelle constituée principalement par un mélange de feuilles d'un an et de deux ans. Ces feuilles étaient toujours en excès par rapport aux besoins des animaux. Lorsque la consommation devait être estimée, les feuilles sèches (sans passage à l'étuve afin d'éviter la destruction des microorganismes associés) étaient pesées au départ. Un échantillon était séché afin d'estimer l'humidité résiduelle. A la fin de l'expérimentation, les feuilles non consommées sont séchées dans les mêmes conditions que les déjections.

II. — RÉSULTATS

A) Variation annuelle des populations naturelles.

1. *Composition spécifique du peuplement et distribution.*

Cinq espèces d'Oniscoïdes appartenant à 4 familles ont été observées : famille des *Trichoniscidae : Trichoniscus pusillus* Brandt ; famille des *Oniscidae : Philoscia muscorum* Scopoli et *Oniscus asellus* Linné ; famille des Porcellionidae : *Porcellio gallicus* Dollfus ; famille des *Armadillidiidae : Eluma purpurascens* Budde Lund. Seules les quatre dernières espèces ont été retenues dans cette étude, *Trichoniscus pusillus* étant relativement rare et, par suite de sa très faible masse, pouvant être considéré comme négligeable dans la biomasse des Oniscoïdes de cette forêt. Ces quatre espèces n'offrent pas une répartition uniforme dans les trois biotopes considérés. *O. asellus* se localise

principalement sous l'écorce du bois mort ; *E. purpurascens* est surtout présent autour des arbres alors que *P. gallicus* et *P. muscorum* se rencontrent principalement dans la litière des feuilles. Il faut remarquer que cette localisation correspond à celle observée lors de la récolte, au milieu de la journée, c'est-à-dire à un moment du nycthémère où les animaux sont au repos, leur activité locomotrice et leur prise de nourriture étant principalement nocturnes.

2. *Biomasse des Oniscoïdes.*

On observe une variation importante de la biomasse absolue de chaque espèce entre juin et septembre, c'est-à-dire entre la période de reproduction et le début de la période de repos sexuel. Le sens des variations de cette biomasse étant différent d'une espèce à l'autre, la contribution de chaque espèce à la biomasse est donc variable dans le temps (Tab. III).

— *Philoscia muscorum* : La biomasse relative des *Philoscia* diminue considérablement de juin à septembre ; cette chute correspond, en partie, à une diminution de l'effectif relatif des individus et, principalement, à une baisse de leur poids moyen. On peut donc dire que cette espèce est relativement abondante au moment de la reproduction, puisqu'elle représente, en juin, 63 % de l'effectif des Oniscoïdes et 51 % de leur biomasse. A cette période de l'année, ces femelles ont pratiquement atteint leur masse maximale et elles vont mourir après la reproduction. Il en est vraisemblablement de même pour les mâles du même âge puisqu'on observe, en septembre, une diminution de l'effectif avec une importante chute de la masse moyenne des individus. D'après ces résultats et d'après d'autres données concernant la croissance, on peut penser que la plupart des femelles de *Philoscia* se reproduisent à l'âge d'un an et meurent à l'issue de cette période de reproduction.

— *Oniscus asellus* : Cette espèce offre l'évolution inverse de celle de *Philoscia*. La biomasse relative de cette espèce augmente de juin à septembre. Cet accroissement correspond uniquement à une augmentation de l'effectif pendant la période de reproduction ; en effet, la masse moyenne des individus ne varie pratiquement pas et reste comprise entre 30 et 35 mg. Il est d'ailleurs à remarquer que, en élevage, la masse des femelles pendant la période de reproduction n'augmente pas, et même parfois régresse. Chez cette espèce, la fin de la période de reproduction n'est pas suivie de la mort de la majeure partie des géniteurs puisque la masse moyenne varie peu malgré l'arrivée de jeunes individus. Les adultes observés en automne vont continuer à croître et pourront se reproduire une deuxième fois, l'année suivante. La majorité des individus semble donc pouvoir vivre deux ans et même trois pour certains d'entre eux.

— *Eluma purpurascens* et *Porcellio gallicus* : L'effectif de ces deux espèces étant plus faible que celui d'*O. asellus* et de *P. muscorum,* les variations entre juin et septembre apparaissent moins nettement. Chez *E. purpurascens,* comme chez *O. asellus,* la biomasse relative augmente de juin à septembre. Cet accroissement correspond à une augmentation de l'effectif relatif et, semble-t-il, à une légère augmentation du poids moyen des individus. Dans une étude antérieure, nous avons déjà décrit la croissance et le cycle reproducteur de cette espèce dans la nature (JUCHAULT *et al.,* 1980). Les résultats

TAB. III

Estimation de la masse et du nombre de quatre espèces d'Oniscoïdes pour 1 ha de forêt

	Oniscus asellus			*Philoscia muscorum*			*Eluma purpurascens*			*Porcellio gallicus*		
	Sept. 81	Juin 82	Août 82	Sept. 81	Juin 82	Août 82	Sept. 81	Juin 82	Août 82	Sept. 81	Juin 82	Août 82
Masse absolue en kg.....	10,332	6,577	3,838	2,360	11,920	1,115	3,325	0,865	0,970	1,032	3,776	2,465
Masse relative %.....	60,6	28,4	45,7	13,8	51,6	13,3	19,5	3,7	11,6	6,1	16,3	29,4
Nombre absolu d'individus....	345.800	204.810	110.140	270.480	485.210	171.500	61.660	17.750	16.240	13.760	57.250	5.625
Nombre relatif d'individus %..	50,0	26,8	31,1	39,1	63,4	48,4	8,9	2,3	4,6	2,0	7,5	15,9
Masse moyenne en mg.....	29,87	32,00	34,85	8,72	24,00	6,50	53,92	49,00	59,73	75,00	65,00	43,80

des récoltes de septembre 1981 et d'août 1982 concernant *P. gallicus* apparaissent contradictoires et ne permettent pas actuellement de connaître l'évolution de la biomasse de cette espèce par rapport à celle des autres Oniscoïdes. Il est possible que cette espèce soit moins sensible aux variations hygrométriques, ce qui expliquerait sa plus grande fréquence relative en période sèche (fin août 1982) qu'en période plus humide (septembre 1981).

— Biomasse totale : Le résultat concernant la biomasse des quatre espèces d'Oniscoïdes calculée à partir de chacune des trois récoltes nous conduit à admettre que la biomasse totale doit atteindre une valeur de l'ordre de 23 kg à l'hectare au moment de la reproduction et doit descendre à environ 17 kg à l'issue de cette période, ce qui représenterait, pour le mois de juin, une population de l'ordre de 80 individus au m². Il convient de remarquer que, les Oniscoïdes étant très sensibles aux variations hygrométriques, leur récolte devient plus délicate et imprécise pendant ces périodes défavorables. C'est ce qui a été observé lors de la récolte d'août 1982 où le nombre de captures des deux espèces dominantes a été particulièrement faible. Ainsi, la biomasse d'Oniscoïdes capables de consommer la litière de feuilles mortes apparaît à peu près constante de juin à septembre ; il en est vraisemblablement de même pendant le reste de l'année. Par contre, nous verrons que cette consommation est fortement dépendante de la température.

B) **Consommation de la litière et production de déjections.**

1. *Production de déjections par des O. asellus isolés.*

a) Répartition temporelle des rejets.

Les Oniscoïdes étant en majorité à activité nocturne, nous avons effectivement constaté que la production de boulettes fécales était faible ou nulle pendant la phase éclairée du nycthémère.

Comme chez tous les Arthropodes, le cycle de mue impose une périodicité de l'alimentation, l'animal cessant de se nourrir avant l'exuviation (Fig. 1).

La figure 1 résume la variation de la production de déjections au cours d'un cycle de mue (moyenne de 25 cycles observés sur 5 mâles et 11 femelles). La durée de ces cycles étant variable d'un individu à l'autre (de 22 à 55 jours pour les animaux utilisés ici), nous avons arbitrairement divisé ces intermues en 20 intervalles. D'autre part, comme nous le verrons plus loin, la production est fonction de la masse des animaux. Nous avons donc exprimé cette valeur en pourcentage de la moyenne journalière calculée sur l'ensemble du cycle.

On voit que la production de déjections présente un pic peu de temps après l'exuviation, suivi d'une baisse jusqu'à la moitié du cycle ; après une brève période de stabilité, elle diminue de nouveau pendant la période précédant une nouvelle exuviation, moment où elle cesse totalement.

b) Relation entre masse de l'animal et masse des déjections produites.

Du fait de la variation au cours du cycle de mue, on ne peut avoir de résultats cohérents qu'en tenant compte de la production sur l'ensemble de ce cycle.

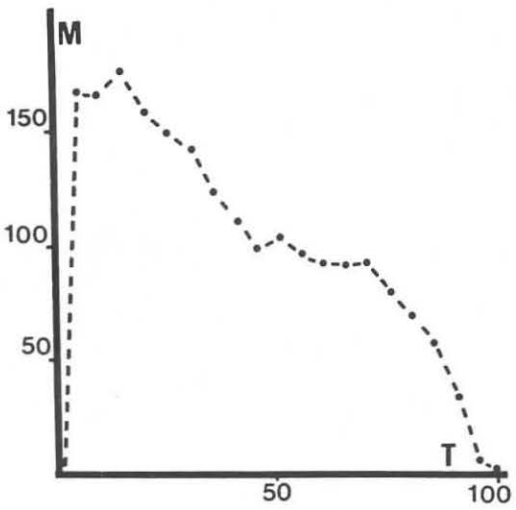

FIG. 1. — Variation au cours d'un cycle de mue de la production quotidienne de déjections.
M : masse sèche exprimée en pourcentage de la production moyenne au cours d'un cycle (d'une exuviation à la suivante) ;
T : temps exprimé en pourcentage de la durée du cycle.

La figure 2 montre qu'on a une relation linéaire entre les logarithmes de la masse fraîche de l'animal (Log X) et de la masse sèche totale de déjections produites pendant un cycle (Log Y). Il n'est pas apparu de différences entre mâles et femelles en repos sexuel ; les données relatives aux deux sexes ont donc été confondues. On a :

$$\text{Log } Y = 0{,}654 \ (\pm 0{,}073) \ \text{Log } X + 1{,}865 \ (\pm 0{,}040)$$

Les chiffres entre parenthèses sont les erreurs-types des estimations des paramètres de la droite de régression ajustée aux données.

La pente étant significativement inférieure à *1*, on voit que la production par unité de masse vivante devient d'autant plus faible que les animaux sont gros. L'accroissement relatif par intermue diminuant régulièrement au cours de la vie, on peut penser que ce résultat correspond à un ralentissement de la consommation de feuilles.

Si l'on veut utiliser les résultats obtenus en laboratoire pour interpréter une situation naturelle, par exemple pour estimer la production d'une population dont on connaît la densité et la répartition des individus suivant la masse, on ne peut se référer de manière commode à la production par cycle de mue. Connaissant la durée des intermues, on peut cependant calculer la production moyenne quotidienne. On a, y étant la masse sèche de déjections par jour et X la masse fraîche de l'animal au début du cycle :

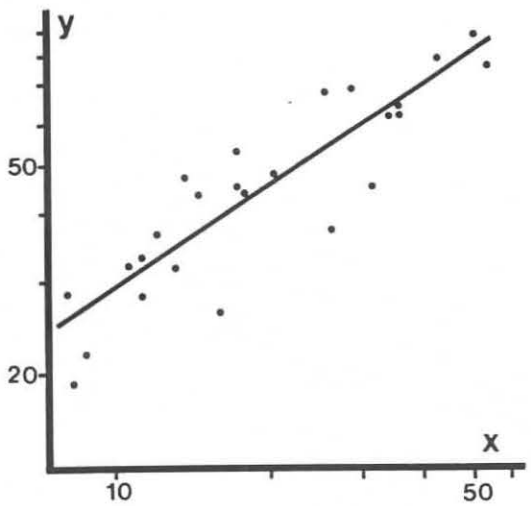

FIG. 2. — Relation entre la masse fraîche de l'animal (X) et la masse sèche de déjections produites pendant un cycle de mue (Y). Coordonnées logarithmiques, valeurs exprimées en mg.

$$\text{Log } y = 0{,}414 \ (\pm 0{,}096) \ \text{Log } X - 0{,}935 \ (\pm 0{,}053)$$

Le cycle étant plus long chez les animaux les plus gros, la production moyenne varie moins en fonction de la masse que la production totale, mais la relation reste significative.

2. *Production de déjections et consommation de feuilles en fonction de la température.*

L'expérience a consisté à élever des *Oniscus asellus* mâles et femelles, de différentes masses, dans un récipient contenant uniquement des feuilles de chêne et à calculer la quantité de feuilles consommées et la quantité de boulettes fécales produites en un mois, à différentes températures. Soixante individus ont été introduits dans chaque récipient, la proportion de mâles et de femelles et la masse des animaux étant conformes à la composition de la population étudiée. Les animaux élevés initialement dans une salle à 20° C, soumise à la photopériode naturelle, ont été placés pendant un mois (janvier 1982) dans des salles à 5, 10, 15 et 20° C, soumises à une photopériode de type jours courts (LD 6 : 18). Nous avons choisi une telle photopériode car elle est assez comparable à celle de la nature à cette période de l'année et, surtout, assure un maintien en repos sexuel chez les femelles (repos sexuel qui est habituel pour des températures de 5 à 15° C). Pour une boîte destinée à recevoir 60 individus (masse fraîche totale de l'ordre de 2-3 grammes), nous avons introduit 12 grammes de feuille de chêne sèches. Pour chaque type de température, deux boîtes d'élevage ont été mises en expérience.

Les résultats obtenus étant homogènes, pour chaque température, dans les deux boîtes, nous avons rapporté les données à la consommation mensuelle de feuilles et à la production de boulettes fécales correspondant à un gramme de matière fraîche d'*Oniscus asellus* (ce gramme d'*Oniscus asellus* étant représentatif de la composition pondérale et sexuelle de la population). Les résultats sont présentés dans le tableau IV.

TAB. IV

Feuilles consommées (A) et boulettes fécales produites (B) à différentes températures
Masses sèches exprimées en grammes

Température	A	B	A/B
5 °C.....	0,223	0,109	0,489
10 °C.....	0,763	0,507	0,664
15 °C.....	1,250	0,928	0,742
20 °C.....	1,608	1,267	0,788

Les valeurs sont rapportées à 1 g d'*Oniscus asellus*

Ces résultats montrent la dépendance stricte existant entre la température et la consommation de feuilles ainsi que la production associée de boulettes fécales. L'évolution de l'une et l'autre variables est approximativement linéaire dans l'intervalle de température considéré. Pour des températures plus basses que 5° C, la prise de nourriture doit être négligeable et probablement s'arrêter avant que la température ne tombe à 0° C.

On remarque que le rapport entre production de boulettes fécales et consommation de feuilles croît d'environ 0,5 à 0,8 lorsque la température passe de 5 à 20° C. Ceci pourrait s'expliquer par un rendement d'assimilation accru à basse température.

La figure 3 décrivant la relation entre ces deux variables laisse supposer une autre explication. L'interpolation vers les basses valeurs montre qu'une production nulle de déjections correspondrait à une « consommation » de feuilles de l'ordre de 100 mg. Il est donc probable que la disparition d'une certaine quantité de matière végétale n'est pas directement imputable à l'action spécifique des animaux, ce qui a été confirmé par l'expérimentation décrite ci-dessous.

3. *Effet de la densité d'élevage.*

La croissance des Oniscoïdes dépend de la densité d'élevage (MOCQUARD, 1968). Il était donc utile d'estimer l'incidence du nombre d'individus en présence sur la consommation des feuilles. Suivant un protocole analogue au précédent, nous avons étudié la consommation de feuilles et la production de boulettes fécales à deux températures, 15 et 20° C, sous une photopériode LD 6 : 18. Chaque boîte d'élevage (même type que ci-dessus) était pourvue au début de l'expérience de 8 g de feuilles ; y ont été introduits des groupes

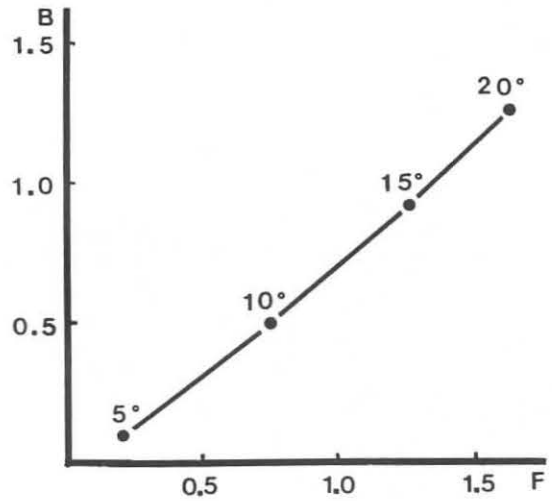

FIG. 3. — Production à différentes températures de boulettes fécales (B) en fonction de la quantité de feuilles consommées (F) ; masses sèches exprimées en grammes.

d'*O. asellus* composés de 13, 26 ou 52 individus des deux sexes. A chaque température, une boîte témoin contenait la même quantité de feuilles mais était dépourvue d'Oniscoïdes.

On peut remarquer, tout d'abord, la confirmation de l'effet de masse inhibiteur de la croissance (Tab. V). L'accroissement absolu de la biomasse d'Oniscoïdes non seulement n'est pas proportionnel à cette biomasse, mais encore peut varier de façon inverse (à 15° C).

TAB. V

Effet de la densité d'élevage

Température	15 °C				20 °C			
Nombre d'Oniscus	0	13	26	52	0	13	26	52
Masse initiale	—	456	842	1 714	—	455	879	1 683
Masse finale	—	529	913	1 753	—	547	1 011	1 798
Gain	—	73	71	39	—	92	132	125
Consommation	795	247	744	1 439	630	1 053	1 548	3 458
Boulettes fécales	—	170	444	909	—	521	912	2 695

Consommation de feuilles et production de boulettes fécales exprimées en mg de matière sèche, pour un mois, suivant le nombre d'Oniscoïdes présents et la température. Les masses initiales et finales d'*Oniscus* sont données en mg de matière fraîche et se rapportent à la totalité des animaux contenus dans l'unité d'élevage. En l'absence d'animaux, les chiffres de « consommation » correspondent à la perte de poids des feuilles durant l'expérience.

Par contre, la consommation de feuilles et la production de boulettes fécales varient dans le même sens que la densité. Les données recueillies, bien que partielles, permettent de penser que la consommation par unité de masse fraîche d'Oniscoïde est assez indépendante de leur densité. Ceci nous autorise à utiliser une valeur moyenne de la biomasse afin d'estimer la consommation des Oniscoïdes sur le terrain. Il faut d'ailleurs remarquer que les densités employées ici sont beaucoup plus élevées que les densités dans la nature : 13 animaux par boîte correspondent, par m², environ à 400 individus et à une biomasse de 1 kg ; ces nombres sont à comparer aux valeurs moyennes données au § II-2 pour l'ensemble des Oniscoïdes : 80 individus et 2 g par m².

Il est intéressant de comparer l'évolution des feuilles en présence ou en l'absence d'Oniscoïdes. La diminution de la masse des feuilles en l'absence d'animaux non seulement n'est pas négligeable, mais encore peut surpasser la consommation par les Oniscoïdes aux plus faibles densités et à basse température. Nous avons remarqué qu'en l'absence d'Oniscoïdes des filaments mycéliens se développaient abondamment sur les feuilles. Il est probable que ces champignons sont responsables d'une grande part de la diminution de masse des feuilles seules. Les Oniscoïdes qui, dans la nature, se localisent préférentiellement dans les zones riches en mycélium (SOMA et SAITO, 1979) doivent probablement en freiner le développement par broutage des filaments (STEFANIAK et SENICZAK, 1976). Comme la consommation par les Oniscoïdes s'accompagne d'une restitution d'éléments solides sous forme de boulettes fécales, il résulte de l'activité de ces animaux un retard important de la minéralisation de la litière.

4. *Estimation de la consommation de feuilles en milieu naturel.*

Les travaux décrits ci-dessus se rapportent à *O. asellus*. Nous n'avons pas étudié la consommation de feuilles par l'autre espèce dominante *P. muscorum*. Nous avons simplement signalé que la production de boulettes fécales par unité de masse fraîche était équivalente dans les deux espèces. Il est donc raisonnable de généraliser ce qui a été déduit de l'observation d'*O. asellus* à l'ensemble des Oniscoïdes présents sur le site d'observation. De ce fait, en estimant la biomasse moyenne d'Oniscoïdes à 20 kg/ha (*Cf.* § II-2) en tenant compte des températures moyennes mensuelles (Tab. II) et en nous servant des relations entre consommation et température (Tab. IV et Fig. 3), nous pouvons admettre une consommation annuelle de feuilles sèches de l'ordre de 210 kg à l'hectare. De la même manière, il est restitué à la litière 160 kg de matière sèche sous forme de boulettes fécales. La masse de feuilles de chêne dans la forêt étudiée ayant été estimée à 3 tonnes de masse sèche à l'hectare, nous pouvons en déduire que les Oniscoïdes consomment 7 % de cette litière et en restituent 5 % sous forme de déjections.

C) Évolution de la composition chimique des boulettes fécales par rapport à celle des feuilles consommées.

Un lot d'*Oniscus asellus* a été nourri exclusivement de feuilles de chêne. Les boulettes fécales produites ont été récoltées soit quotidiennement, soit après un mois d'élevage. Les résultats concernant l'analyse de ces fèces feront

l'objet d'une publication (JAMBU *et al.*, à paraître) dont nous allons résumer ici les principales conclusions.

Les Oniscoïdes assurent par leur présence et leur activité une production intense de biomasse microbienne (INESON et ANDERSON, 1985 ; HASSALL *et al.*, 1987). En conséquence, l'évolution biochimique des débris végétaux, observée après passage dans leur tube digestif, est toujours liée à l'action conjuguée des animaux et des microorganismes qui leur sont associés.

L'analyse des boulettes fécales montre que l'intervention directe ou indirecte de la microflore se traduit par une concentration relative de tous les cations métalliques initialement présents dans les feuilles. Dans le même temps, il y a diminution très nette du rapport carbone/azote en relation avec une faible diminution du taux de carbone et surtout une nette augmentation de la proportion d'azote. Comme par ailleurs les Oniscoïdes ont l'habitude d'ingérer à côté des débris végétaux de la matière minérale du sol, ils créent finalement au niveau de leurs fèces des conditions favorables à l'humification. Ceci est d'autant plus vrai que le broyage des feuilles et la destruction de la cuticule préservatrice qui en résulte augmentent considérablement la surface d'attaque des microorganismes.

Les composés hydrosolubles du matériel végétal, parmi lesquels se trouvent des sucres, des acides aminés, des acides organiques, des phénols, sont en grande partie utilisés par les Oniscoïdes et leur microflore associée dès le premier transit intestinal (— 40 %). Une fraction importante de ces substances simples est ainsi soustraite à un entraînement ultérieur par les eaux (milieu acide) ou à une insolubilisation par polymérisation (milieu biologiquement actif).

L'évolution des substances, initialement à l'état de polymères dans les feuilles, est beaucoup plus modeste que celle des composés simples. Ainsi, les polysaccharides ne sont pas attaqués de manière sensible lors du premier transit intestinal puis diminuent ensuite lentement (— 5 % en un mois). A l'inverse, les protéines sont nettement utilisées dès la première ingestion (— 6,7 %) mais leur taux tend ensuite à augmenter, les synthèses microbiennes l'emportant alors sur la dégradation.

Parmi les polyphénols, la lignine ne semble pas pouvoir être digérée et se concentre dans les fèces. Par contre, les substances alcalino-solubles que l'on peut considérer comme des composés humiques encore « jeunes » et peu polymérisés diminuent de près de 30 % en un mois. Sont-ils directement dégradés par les Oniscoïdes ou préalablement hydrolysés par les microorganismes associés ? Au stade actuel de nos investigations, il ne nous est pas possible d'apporter une réponse précise.

III. — DISCUSSION

Plusieurs études ont montré que la densité et la biomasse des Oniscoïdes présentaient d'importantes variations d'une forêt à l'autre, dans la zone tempérée d'Europe, au Japon et aux États-Unis (*in* MOLFETAS, 1982). Au Japon, la densité peut varier de 4 individus au m² dans une forêt de hêtre et de chêne (KITAZAWA, 1971) à 565 dans une autre forêt de chêne (SAITO, 1969). De

même, les biomasses fluctuent entre 7 mg/m² dans une forêt allemande de divers feuillus (DUNGER *et al.*, 1972) et 600 mg/m² dans une forêt danoise de hêtre (BORNEBUSH, 1980). En France, MOLFETAS a observé dans la forêt du sud du Massif de Fontainebleau une densité de 65 individus au m² correspondant à une biomasse de 303 mg pour les deux espèces *Philoscia muscorum* et *Trichoniscus pusillus*. Cette densité est voisine de celle que nous avons calculée pour la Forêt de Moulière. Par contre, la biomasse des Oniscoïdes y est nettement plus élevée que celle habituellement observée dans les forêts européennes. Cela est dû, en partie, à la présence régulière de trois espèces d'Oniscoïdes de masse relativement importante (*Oniscus asellus, Porcellio gallicus* et *Eluma purpurascens*). Mais les grandes variations de densité et de biomasse sont certainement en relation avec la nature des sols et des essences forestières et doivent également dépendre des facteurs climatiques. Enfin, il faut souligner que les méthodes de prélèvements représentent un paramètre particulièrement important ; en effet, il convient de rechercher les animaux dans tous les biotopes du site prospecté et donc de ne pas se limiter à la litière comme cela a souvent été pratiqué.

Les biomasses absolues des deux espèces dominantes varient, mais de façon inverse, au cours de l'année, en particulier en été. La diminution de la biomasse de *Philoscia muscorum*, après la reproduction, est compensée par un accroissement correspondant de la biomasse d'*Oniscus asellus*. La biomasse globale doit être interprétée comme le résultat de la cohabitation de deux espèces dont l'une a une durée de vie d'un an alors que l'autre peut vivre pendant deux à trois ans. En effet, la forte mortalité des adultes de *P. muscorum* en juillet-août intervient juste après la période des naissances chez *P. muscorum* et *O. asellus* et s'accompagne de la poursuite de la croissance des *O. asellus* adultes. Ainsi, pendant la période où la température est la plus élevée (juin à septembre), il se produit d'intenses modifications dans les structures démographiques des populations, mais la biomasse globale des Oniscoïdes capables de consommer la litière reste stable. Par contre, l'intensité de la consommation est fonction de la température. Lorsque celle-ci s'approche de 5° C (de novembre à mars) la consommation de feuilles est fortement réduite (§ 3.2.2.). C'est en tenant compte de ces résultats ainsi que des données climatiques que nous avons estimé la consommation annuelle de feuilles à environ 7 % de la masse de feuilles sèches contenues dans la litière. Si l'on remarque que l'ensemble des invertébrés n'assure au maximum que 23 % de la transformation de la litière (KURCHEVA, 1967), la contribution des Oniscoïdes apparaît donc importante.

En conditions naturelles, les Oniscoïdes, en plus des débris végétaux, absorbent également de la matière minérale fine du sol. La restitution au milieu de résidus végétaux fragmentés et intimement mêlés à un substrat minéral doit permettre une attaque plus facile par les microorganismes et favoriser les processus d'humification. Par contre, la rétention des composés phénoliques simples peut agir de manière opposée sur ce processus en réduisant les phénomènes de condensation.

Par ailleurs, au laboratoire, en l'absence d'Oniscoïdes, des filaments mycéliens envahissent les feuilles mortes et assurent une décomposition importante de celles-ci. En limitant la prolifération du mycélium, les Oniscoïdes pourraient ralentir la transformation de la matière végétale. Cependant, l'acti-

vité de ces animaux cesse pratiquement pendant les mois les plus froids, et est, par contre, importante pendant les mois les plus chauds là où la dessiccation partielle de la litière limite déjà l'activité des champignons. Il est donc probable qu'il n'existe pas réellement compétition, mais sans doute utilisation des mêmes ressources à des saisons différentes.

De toute manière, l'action des Oniscoïdes sur l'évolution de la matière végétale doit être globalement positive, car s'ils freinent l'intervention des filaments mycéliens, ils créent, par ailleurs, des conditions favorables à l'intervention des bactéries.

Résumé

Le peuplement de Crustacés Oniscoïdes a été étudié dans une forêt feuillue à *Quercus sessiliflora* de l'Ouest de la France. Parmi les cinq espèces représentées, *Philoscia muscorum* et *Oniscus asellus* sont nettement dominantes. La biomasse de chaque espèce varie saisonnièrement, mais la biomasse totale reste sensiblement constante et voisine de 20 kg ha^{-1}. La consommation annuelle de feuilles mortes a été estimée à 7 % de la masse sèche de la litière ; l'équivalent de 5 % de cette masse initiale est restituée au milieu sous forme de boulettes fécales. Les Oniscoïdes interviennent dans la transformation de la matière végétale non seulement par leur propre consommation, mais aussi indirectement en modifiant l'action des microorganismes.

Abstract

Contribution of Crustacea Oniscidea to the Transformation of Soil Litter in a Deciduous Forest of the West France

Crustacea Oniscidea have been studied in a deciduous forest of *Quercus sessiliflora* of the West of France. Among the five species of this sub-order, *Philoscia muscorum* and *Oniscus asellus* are found in the greatest proportion. The biomass of each species changes saesonnally while the total biomass remains steadily close to 20 kg ha^{-1}. The annual consumption of dead leaves has been estimated at about 7 per cent of the mass of dry leaf litter; a corresponding amount of 5 per cent of this initial mass is restitued to the natural environment under the form of faecal pellets. With their own consumption of leaf litter, Oniscidea have a direct impact in its transformation and indirectly play a role by modifying the action of microorganisms.

Bibliographie

Beck (L.) & Brestowsky (E.), 1980. — Auswahl und Verwertung verschiedener Fallaubarten durch *Oniscus asellus* (Isopoda). *Pedobiologia,* **20**: 428-441.

Beck (L.) & Friebe (B.), 1981. — Verwertung von Kohlenhydraten bei *Oniscus asellus* (Isopoda) und *Polydesmus angustus* (Diplopoda). *Pedobiologia,* **21**: 19-29.

Berg (B.), Lohm (U.), Lundkvist (H.) & Wiren (A.), 1980. — Influence of soil animals on decomposition of Scots pine neddle litter. *Ecol. Bull.* (Stockholm), **32**: 401-409.

BORNEBUSCH (C. H.), 1980. — The fauna of the forest soil. *Forstl. Forsoksv. Danm.*, **2**: 1-125.

DUNGER (W.), DUNGER (I.), ENGELMANN (H. D.) & SCHNEIDER (R.), 1972. — Untersuchungen zur Langzeit Wirkung von Industrie-Emissionen auf Böden, Vegetation und Bodenfauna des Neissetales bei Ostriz/Oberlausitz. *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz*, **47**: 1-40.

HARTENSTEIN (R.), 1968. — Nitrogen metabolism in the terrestrial Isopod *Oniscus asellus*. *Ann. Zool.*, **8**: 507-519.

HARTENSTEIN (R.), 1982. — Soil macroinvertebrates aldehyde oxidase, catalase, cellulase and peroxidase. *Soil Biol. Biochem.*, **14**: 387-391.

HASSALL (M.) & RUSHTON (S. P.), 1984. — *Feeding behaviour of terrestrial isopods in relation to plant defences and microbial activity*. Symp. Zool. Soc. Lond., **53**: 487-505, Clarendon Press Oxford.

HASSALL (M.) & SUTTON (S. L.), 1978. — The role of Isopods as decomposers in a dune grassland ecosystem. *Scient. Proc. R. Dubl. Soc.*, **A6**: 235-245.

HASSALL (M.), TURNER (J. G.) & RANDS (M. R. W.), 1987. — Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter. *Oecologia*, **72**: 597-604.

INESON (P.) & ANDERSON (J. M.), 1985. — Aerobically isolated bacteria associated with the gut and faeces of the litter feeding macroarthropods *Oniscus asellus* and *Glomeris marginata*. *Soil Biol. Biochem.*, **17**: 843-849.

JUCHAULT (P.), MOCQUARD (J. P.), BOUGRIER (N.) & BESSE (G.), 1980. — Croissance et cycle reproducteur du Crustacé Isopode Oniscoïde *Eluma purpurascens* Budde-Lund. Étude dans la nature et au laboratoire, sous différentes conditions de température et de photopériode, d'une population du Centre-Ouest de la France. *Vie Milieu*, **30**: 149-156.

KARPACHEVSKY (L.), PEREL (T.) & BARTSEVICH (V.), 1968. — The role of Bibionidae larvae in decomposition of forest litter. *Pedobiologia*, **8**: 146-149.

KITAZAWA (Y.), 1971. — *Biological regionality of the soil fauna; its function in forest ecosystem types. In: Productivity of forest ecosystems, ecology and conservation*, 4, Duvigneaud ed., Proc. Brussel Symp., 1969, Paris UNESCO: 485-498.

MAC BRAYER (J. F.) & REICHLE (D. E.), 1971. — Trophic structure and feeding rates of forest Invertebrate populations. *Oikos*, **22**: 381-388.

MALONE (C.) & REICHLE (D.), 1973. — Chemical manipulations of soil biota in a fescue meadow. *Soil Biol. Biochem.*, **5**: 629-639.

MOCQUARD (J. P.), 1968. — Effet du groupement sur la croissance pondérale de *Porcellio dilatatus* Brandt (Crustacé Isopode) en relation avec le cycle de mue et l'état sexuel. *C.R. Acad. Sci.*, **266**: 2199-2201.

MOLFETAS (S.), 1982. — Étude d'un écosystème forestier mixte. VIII. Les Isopodes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **19**: 427-438.

NEUHAUSER (E. F.) & HARTENSTEIN (R.), 1978. — Phenolic content and palatability of leaves and wood to soil isopods and diplopods. *Pedobiologia*, **18**: 99-109.

REICHLE (D. E.), 1967. — Radioisotope turnover and energy flow in terrestrial Isopod populations. *Ecology*, **48**: 351-366.

SAITO (S.), 1969. — Energetics of Isopod populations in a forest of central Japan. *Res. Pop. Ecol.*, **2**: 229-258.

SOMA (K.) & SAITO (T.), 1979. — Ecological studies of soil organisms with references to the decomposition of pine needles. I. Soil macrofaunal and mycofloral surveys in coastal pine plantations. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **16**: 337-354.

STEFANIAK (O.) & SENICZAK (S.), 1976. — The microflora of the alimentary canal of *Archipteria coleoptrata* (Acarina Oribatei). *Pedobiologia*, **16**: 185-194.

STRIGANOVA (B. D.), 1968. — Study of the role of woodlice and earthworms in the humification of decomposing wood. *Soil Sci.*, **8**: 1108-1112.

WARBURG (M. R.), LINSENMAIR (K. E.) & BERCOVITZ (K.), 1984. — *The effect of climate on the distribution and abundance of Isopods*. Symp. Zool. Soc. Lond., **53**: 339-367. Clarendon Press Oxford.

WIESER (W.), 1966. — Copper and the role of Isopods in degradation of organic matter. *Science*, **153**: 67-69.